Title	Nerve Equation and Chaos
Author(s)	Yoshizawa, Shuji
Citation	Chaos Memorial Symposium in Asuka : selected papers dedicated to professor Yoshisuke Ueda on the occasion of his 60th birthday, p.19-23
Issue Date	1997
URL	http://hdl.handle.net/2433/24262
Right	
Type	Book
Textversion	publisher

Nerve Equation and Chaos

(神経方程式とカオス)

Shuji Yoshizawa

Department of Mechano-Informatics, University of Tokyo

7-3-1 Hongo, Bunkyo-ku, Tokyo, 113-8656 JAPAN

1. はしがきにかえて

一見違うように見えても私は上田先生, 佐藤先生, 森先生と年齢的に nearly equal なのだということを申し上げて昔の話しをすることをお許しいただきたい.

私とカオスとの接触は神経方程式を通じてである. 実は接触することなくすれ違ったというべきかも知れない. 上田先生の生の悪戦苦闘する様子(研究の意味でも, また周囲の目に対しても)を目の当りにしていても私にはその真価を感知する感性がなかったことは残念である.

その意味で私の話はカオスを目標としたものではなく, 私の周辺で起こった神経方程式に関連する研究の私史ということになる.

2. はじめに Hodgkin-Huxley 方程式ありき

ここに述べることは, ほんの1部の実験の他はすべて Hodgkin-Huxley 方程式(以下 H-H 方程式と呼ぶ)から出発したものである.

私が H-H 方程式の分身に接したのは BvP モデルとよばれる2階の常微分方程式であった [1]. それは 1962 年のことで, H-H 方程式が J. Physiol. 誌に発表された 1952 年から 10 年もたっていた.

H-H 方程式は A. Hodgkin と A. Huxley によってヤリイカの神経軸索の電気的特性を記述する実験式として導出された4階の常微分方程式であり [2](軸索に沿っての変化を記述したものは H-H 伝導神経方程式と呼ばれる), 当時の電子技術のレベル(真空管アンプ)と活性膜に関する知見のレベル(Na, K イオンチンネルの存否)から見ると驚くべきものである.

当時の計算機のレベルでは4階の非線形微分方程式を扱うことは必ずしも容易ではなかったという事情もあり, この方程式の定性的な特性を保った低階の方程式を導く努力がなされた. その一つは NIH の FitzHugh によって導かれた先に述べた BvP モデル(1961)であり [1], H-H 方程式の4次元の状態空間の中でアトラクターを近似する2次元平面を見つけることに相当し, アナログ計算機によるこの計算は大変な作業であったと思われる. もう一つの努力は H-H 方程式を電子回路によって実現しようとするもので J. Nagumo et.al によって当時話題になっていた江崎ダイオード(トンネルダイオード)を用いて行われた(1962) [3]. その結果はダイオードの非線形特性を3次多項式で近似すると BvP モデルと同じものになる. 最近は BvP モデルを FitzHugh-Nagumo モデルと呼ぶ人が多い.

この後の研究は2つの方向に分れた. 一つは神経細胞の応答特性を調べるための常微分方程式の研究であり, もう一つは伝播特性を調べるための偏微分方程式の研究である.

3. カントール応答からカオスへ

さて，神経細胞は外部入力（これは光，音，圧力など生体にとっての外部からの刺激であることもあり，他の神経細胞の出力であることもある）に対して何らかの処置をほどこして，後続の神経細胞に情報を伝達する素子であると考えることが出来る．この立場からの定性的記述である形式ニューロン（あるいは閾素子）は神経細胞モデルの最も簡単化されたものでありH-H方程式を遡ること10年の1943年にすでにW. McCulloch & W. Pittsによって提案されていた[4]．このモデルは神経細胞の空間和とよばれる入力刺激に対する荷重和とその和の大きさに応じて０／１を出力する閾効果と呼ばれる非線形特性だけを取り入れたものであり，当時その論理的完全性などの研究がなされたが，単体としては単純すぎるダイナミクスであり，この神経モデルが再び世の中を騒がせるようになるのは1970年代はじめの連想記憶モデルとして，さらに1980年以後のニューロブームの主役として神経回路網として扱われるようになってからであることは皆様の周知の通りである．

この最も単純化されたモデルに対して，素粒子論から転向したE. Caianielloは形式ニューロンに不応特性を付け加えた神経方程式を導入し，マクロな心理現象をも説明することを考えた(1961)．現在，これはCaianielloの方程式と呼ばれている[5]．この方程式を記憶方程式とよばれるもう一つの方程式と対にして，われわれの学習，想起，連想などの高次の機能をすべて説明しようとした壮大なシステム論であり，その後の構成的方法と呼ばれる脳機能解明へのアプローチの始原となったと思われる．

さて，話をカオスの方向へ戻そう．Caianielloの方程式は単体でも興味あるダイナミクスを示すことが1972年にNagumo & Satoによって示された[6]．彼らはCaianielloの神経方程式に周期入力が加えられたときの出力を平均出力頻度で表現すると，入力の強さ（たとえば振幅）と出力の関係がカントール関数になることを示したのである．

ちょうどその頃非線形力学の世の中ではLi-Yorkeの“Period three implies chaos”[7]が出てカオスが注目されはじめたところであり，上のNagumo & Satoの研究は山口先生の注目するところとなりHataは上のカントール関数が値を変える測度0の集合（カントール集合）の中にカオスが生じるパラメータ（入力値）があることを示した．

また，BvPモデルに関するカントール関数特性はYoshizawa, Osada & Nagumoによって1982年に示された[8]．これはBvPモデルの１つのパラメータを無限小に近づけたsingular perturbationの極限として非線形１次微分方程式に帰着させるもので，このsingular perturbationの数学的根拠は得られていない．

この頃になるとカオスの出現の仕組みとしてのhorse-shoeがよく理解されるようになり，馬被は1987年にBvPおよびH-H方程式に対しても周期的パルス入力が与えられる場合に関していわゆる“位相応答特性”の概念が拡張できることを示して，これらの“神経細胞＋周期的トリガー”系がカオスを発生することを示した[9]．

これより少し前から私は上田先生に神経細胞モデルでカオスが出るに違いないから先生のところのプログラムでそれを求めてみてはいただけませんかと言っていたのだが，BvPモデルの緩張発振的特性の取り扱いに対する私の理解不足のため，あまり実際的でないパラメータに対してストレンジアトラクターらしきものを示す１例が得られただけで，カオスとして発表するに至らなかったのは，残念であった．

これらの神経方程式に関して示されたカントール特性やカオス特性は1987年には松本ら（幸い私もこの著者の中に含まれている）によりヤリイカの巨大神経軸索について実験的にも起こりうることが示された[10]．

また，合原は,Nagumo & Sato の扱った Caianiello の神経方程式において閾値関数特性をシグモイド関数とすることによってカオスの出現を容易に制御できるモデルを提案し（1990）[11], これが合原モデルと呼ばれていることを付記すべきであろう.

4. パルス伝播・進行波・ホモクリニック分岐

H-H の神経方程式の研究のもう一つの方向は神経軸索における伝播特性に関するものである. これは一言で述べれば神経軸索の一端に入力されたパルスが軸索に沿ってどのように伝播するかに関するもので，ある程度の "大きさ" 以下の入力ではパルスは伝播せず消滅し（閾作用），それ以上だと一定の速度で伝播するパルス状の一定波形に漸近する（波形整形作用，この波形を漸近波形とよぶことにする）をどのようにして証明するかである.

この問題は FitzHugh-Nagumo 方程式に関する混同問題（初期値-境界値問題）に対する数値計算でまず示された [3]. そもそも FitzHugh-Nagumo 方程式は神経軸索を電子回路的にシミュレートした能動線路であった.

上の問題の数学的基礎である解の存在定理は M. Yamaguchi によって与えられた（1963）[12]. Yoshizawa & Kitada は閾作用のうち信号が消滅するためのかなり一般的な十分条件を与えたが（1969）[13]，信号が消滅せずに伝播するための十分条件は与えることが出来なかった. これは FitzHugh-Nagumo 方程式ではいわゆる比較定理のたぐいの定理が成立しないため混合問題の形では難しく漸近波形の存在とその安定性問題として扱うことによって理論的な考察が可能になった.（ただし，平衡状態の近傍では比較定理に類した議論が可能であり少し書き出していたら，J. Rauch & J. Smoller に先を越されてしまった [14].）

そのためには，FitzHugh-Nagumo 方程式の変数系 (x,t) に対して一定速度 (θ) で動く動座標系 $(z,t)=(x-\theta t,t)$ を導入する．もし，θを漸近波形の伝播速度に選ぶことが出来れば (z,t) 系では定常状態となることから，漸近波形は適当な境界条件を満たす zに関する常微分方程式の解として求められる．神経パルスの場合にはこの解は平衡状態から平衡状態へ戻るホモクリニック軌道となる.

まず，数値計算的にこのホモクリニック軌道を求めることが，FitzHugh-Nagumo 方程式 [3] H-H 方程式 [15] について行われた．その結果二つのθに対してホモクリニック軌道の存在することが予測された．大きなθのホモクリニック軌道は安定な漸近波形に対応して，小さなθの方は不安定な漸近波形に対応して，これが閾波形となっている．これらのホモクリニック軌道の存在の理論的証明は S. Hasting(1976) によって最初になされた [16]．また，小さなθの漸近波形の不安定性（元の偏微分方程式において）は J. Evans (1972) による４編の膨大な論文によって理論的に示されたが [17]～[18]，大きなθの方の安定性の方は未だに証明されていないようである.

さらに，この漸近波形を表わす常微分方程式にはその伝播速度θをパラメータとする周期解の族が存在する（これは孤立パルスではない）. K. Maginu（1987）はこの周期解の周期（神経繊維を伝播してゆくパルスの間隔）とθとの関係をあらわす関数$\tau(\theta)$ の勾配$\frac{\partial\tau}{\partial\theta}$が負のときにはその周期解が不安定であることを極めて平易に証明した [19].

E. Yanagita はこの周期解に関する馬被の研究にトリガされて孤立パルスが分岐して行く過程についての研究に手着し，この種の方程式のホモクリニック分岐に関する研究の火つけ役となった [20]．この研究はその後 B. Sandstede(1993), A. Hornburg(1994) によって数学的にさらに進められて 3 階の方程式に関して，ホモクリニック分岐の生ずる条件が詳しく調べられ，inclination flip あるいは orbit-flip を通じてカオスに至るプロセスが解析された [21],[22].

以上, 長々と伝播の問題を述べて来たのはつぎの理由による．最近，寺田は筋に関する H-H 方

程式（これはH-Hの神経方程式でいくつかのパラメータの値を変更したものとなっている）に関する余次元2の分岐を数値計算的に調べ，inclination flipと思われる分岐を通じてカオスが生じることを示した[23]．これまでに意図的に作られた方程式については自律系でもカオスの発生することが沢山示されているが，実物の系の実際的なパラメータ範囲で生ずるものとしては少ない例と思われ，H-H方程式については初めてである．(ただし，カオスの生ずるパラメータ範囲は著しく狭く，また生体においてはパラメータは常に変化し，さらに雑音もあるのでこれが生体においてどの程度意味のあるものかは明らかではない.)

5．おわりに

この様に見てくると，H-H方程式の研究において数値計算のはたした役割は随分大きいように見える．ただ私が直接かかわった所は暗雲に計算をしていた感が強く，もっと全体の見通しをつけるための数値計算の使い方，あるいは数学者がいかにも手を出したくなるような提言として結果を出しているとは限らず，むしろ理論が出来たときに自分のやっていた計算がその一側面をたまたま利用していたことが分ったりして口惜しく思うことがしばしばあった．

＜引用文献＞

[**1**] R. FitzHugh, “Impulses and physiological states in theoretical models of nerve membrane ,” Biophysical J. **1,** pp. 445–466, 1961.

[**2**] A. L. Hodgkin and A. F. Huxley, “A quantitative description of membrance current and its application to conduction and excitation,” J. Physiol. **117,** pp. 500-544,1952.

[**3**] J. Nagumo, S. Arimoto and S. Yoshizawa, “ An active pulse transmission line simulating nerve axon,” Proc. IRE **50,** pp. 2061–2070, 1962.

[**4**] W. S. McCulloch and W. H. Pitts:Bull. Math. Biophys. **5,** pp. 115–133,1943.

[**5**] E. R. Caianiello, “Outline of a theory of thought-processes and thinking machines” J. Theoret. Biol., **1,** pp. 204–235,1961.

[**6**] J. Nagumo and S. Sato, “On a response characteristic of a mathematical neuron model” Kybernetik **10,** pp.155–164, 1972.

[**7**] T. Li and J. A. Yorke, “Period three implies chaos” Amer. Math. Monthly **82,** pp.985–992, 1975.

[**8**] S. Yoshizawa, H. Osada and J. Nagumo, “Pulse sequences generated by a degenerate analog neuron model,” Biol. Cybern. **45**, pp.23-33, 1982.

[**9**] 馬被，“神経細胞の応答特性について，” 電子通信学会技報告 **NLP87,** pp. 87–96, 1987.

[**10**] G. Matsumoto et al., “Chaos and phase locking in normal squid axons,” Phys. Lett. A **123,** no. 4 pp. 162–166, 1987.

[**11**] K. Aihara, T. Takabe and M. Toyoda, “Chaotic Neural Networks,” Physics Letters A, **144,** pp. 333–340, 1990.

[**12**] M. Yamaguti, "The asymptotic behavior of the solution of a semi-linear partial differential equation related to an active pulse transmission line," Proc. Japan Acad. **39,** pp. 726–730, 1963.

[**13**] S. Yoshizawa, Y. Kitada, "Some properties of a simplified nerve equation," Math. Biosciences **5,** pp. 385–390, 1969.

[**14**] J. Rauch and J. Smoller, "Qualitative theory of the FitzHugh-Nagumo equation," Advances in Math. **27,** pp. 12–44, 1978.

[**15**] Cooley and Dodge (1966)

[**16**] S. P. Hastings, "The existence of homoclinic and periodic orbits for the FitzHugh-Nagumo equations," Quart. J. Math. Oxford(2) **27,** pp. 123–134, 1976.

[**17**] J. W. Evans, "Nerve axon equations: III Stability of the nerve impulse," Indiana Univ. Math. J. **22,** pp. 577–598, 1972.

[**18**] J. W. Evans, "Nerve axon equations: IV The stable and the unstable impulse," Indiana Univ. Math. J. **24,** pp. 1169–1190, 1975.

[**19**] K. Maginu, "Stability of periodic travelling wave solution of a nerve conduction equation," J. Math. Biol. **6,** pp. 45–57, 1978.

[**20**] E. Yanagita, "Branching of double pulse solutions from single pulse solutions in nerve axon equations", J. Diff. Eq. **66,** pp. 243–262, 1987.

[**21**] B. Sandstede, "Verzeignungstheorie homokliner Verdopplungen", Ph. D. Theses University of Shuttgart, 1993.

[**22**] A. J. Homburg, H. Kokubu and M. Krupa, "The cusp horseshoe and its bifurcations from inclination-flip homoclinic orbits", Ergod. Th. Dynam. Sys., **4,** pp. 667-693,1994.

[**23**] 寺田、田中、吉澤 、"筋細胞膜の Hodgkin-Huxley 方程式での分岐とカオス"、第 6 回非線形理論とその応用ワークショップ-カオスの基礎と展開- 報告集 **II,** pp. II–43–46,1995.